取食不同糖分对卵育型寄生蜂潜蝇姬小蜂雌蜂寿命和卵子发生的影响

王 伟[1,2], 刘万学[2,*], 程立生[3], 万方浩[2]

(1. 海南大学环境与植物保护学院, 海口 570228; 2. 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193; 3. 琼台师范高等专科学校, 海口 571127)

摘要: 取食糖类物质有利于延长具寄主取食特性的卵育型寄生蜂的寿命。为了明确自然界常见糖分对卵育型寄生蜂的营养功能差异, 本研究比较了取食葡萄糖、果糖、蔗糖、海藻糖和松三糖5种常见糖分对斑潜蝇类害虫的优势寄生蜂潜蝇姬小蜂 *Diglyphus isaea* 雌蜂寿命和卵子发生的影响。结果显示: 取食5种糖均能显著延长雌蜂寿命($P<0.0001$); 取食果糖的雌蜂寿命显著长于取食葡萄糖、蔗糖、海藻糖和松三糖的雌蜂寿命($P<0.0001$), 取食葡萄糖、蔗糖和海藻糖3个处理间差异不显著($P>0.4234$), 但均显著长于取食松三糖($P<0.0001$); 同时, 各个处理的雌蜂寿命与其个体大小均分别呈显著正相关关系。初羽化雌蜂卵巢中没有Ⅲ级卵子(即成熟卵子); 清水处理的雌蜂, 24 h后卵巢中Ⅲ级卵子达到高峰, 48 h时则全部重吸收; 而取食5种糖的雌蜂, 卵巢中的Ⅲ级卵子和总卵子数量整体上均呈现先显著上升而后逐步下降的趋势, 取食不同糖分的雌蜂卵子形成高峰期的时间不同, 而且取食不同糖分的雌蜂间Ⅲ级卵子高峰日数量和总卵子高峰日数量均无显著差异($P>0.05$)。该研究结果为潜蝇姬小蜂的大量室内饲养和田间释放提供了依据。

关键词: 卵育型寄生蜂; 潜蝇姬小蜂; 糖; 寿命; 卵子发生

中图分类号: Q968 **文献标识码**: A **文章编号**: 0454-6296(2012)08-0964-07

Effects of feeding different sugars on longevity and oogenesis in female adults of the synovigenic parasitoid *Diglyphus isaea* (Hymenoptera: Eulophidae)

WANG Wei[1,2], LIU Wan-Xue[2,*], CHENG Li-Sheng[3], WAN Fang-Hao[2] (1. College of Environment and Plant Protection, Hainan University, Haikou 570228, China; 2. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; 3. Qiongtai Teachers College, Haikou 571127, China)

Abstract: Sugar diets can prolong longevity of synovigenic parasitoids. To understand the differences in the nutritional function of naturally occurring sugars to synovigenic parasitoids, the longevity and oogenesis of *Diglyphus isaea* (Walker), a predominant parasitoid of *Liriomyza* leafminer provided respectively with glucose, fructose, sucrose, trehalose and melezitose, were compared in this experiment. The results showed that the longevity of female wasps feeding on sugars was prolonged significantly ($P<0.0001$). Longevity of wasps feeding on fructose was significantly longer than that feeding on glucose, sucrose, trehalose and melezitose, respectively ($P<0.0001$). However, no differences were observed in the longevity of wasps feeding on glucose, sucrose and trehalose ($P>0.4234$), which was, however, significantly longer than that feeding on melezitose ($P<0.0001$). The longevity was positively related with body size when female wasps fed on different sugars. Newly emerged females did not bear the third grade eggs (mature eggs) in their ovaries. When water was available, the number of the third grade eggs reached the maximum at 24 h after eclosion, while all of the third grade eggs were reabsorbed at 48 h. When the parasitoids fed on the five kinds of sugars, the number of the third grade eggs and the total number of eggs including immature and mature eggs significantly increased and then declined gradually. Meanwhile, the peak time of the total number of eggs varied among the different treatments, but the maximums of both the third grade eggs and total eggs had no significant

基金项目: 国家自然科学基金项目(30771448); 国家重点基础研究发展计划项目(2009CB119200); 北京市自然科学基金项目(6052022)

作者简介: 王伟, 男, 1980年生, 山东泗水人, 博士研究生, 研究方向为外来入侵昆虫控制, E-mail: wwinsect@163.com

* 通讯作者 Corresponding author, Tel.: 010-82109572; E-mail: liuwanxue@263.net

收稿日期 Received: 2012-05-18; 接受日期 Accepted: 2012-07-26

differences among female wasps feeding on different sugars ($P>0.05$). The results provide a basis for mass-rearing indoors and mass-releasing in fields of the parasitoid *D. isaea*.

Key words: Synovigenic parasitoid; *Diglyphus isaea*; sugar; longevity; oogenesis

寄生蜂成虫期繁殖和存活的营养来自两个部分，一是来自寄生蜂利用寄主生长发育而形成的资本(capital)营养，二是来自寄生蜂成虫期通过取食形成的摄取(income)营养。因此，不同生活史的寄生蜂后天摄取营养方式的不同和营养物质功能的不同，必然也就影响其相应雌蜂的寿命和繁殖力等生物学特性(Jervis and Ferns, 2004; Casas *et al.*, 2005; Jervis *et al.*, 2007)。寄生蜂的生活史方式多样，按雌蜂羽化时卵子成熟方式可分为两类：卵熟型(proovigenic)，即雌蜂羽化时卵巢中的卵子已全部成熟，雌蜂不需要再获取用于卵子发生的营养物质；卵育型(synovigenic)，即雌蜂羽化时卵巢中没有或只有部分成熟卵子，雌蜂需要取食获取满足卵成熟及持续产卵和生存的营养需求(Jervis and Kidd, 1986)。而寄生蜂卵育型程度常是以卵子发生指数(ovigeny index, OI)来表示，即雌蜂羽化时体内所含的成熟卵子量占雌蜂一生潜在生殖力的比例，OI 为 1，即为严格意义上的卵熟型寄生蜂；而 OI 为 0，即为高度卵育型寄生蜂(Jervis *et al.*, 2001)。由于卵育型雌蜂繁殖后代常受两大主要因素制约，一是没有足够用于搜寻寄主的时间；二是可用于产卵的卵子数量有限(Shea *et al.*, 1996; van Alphen and Jervis, 1996; Heimpel and Rosenheim, 1998)，因此，卵育型寄生蜂如何延长其寿命是其增加繁殖的重要条件，而针对卵育型寄生蜂，成虫期繁殖和存活所需的营养物质的获取形式和营养物质功能就显得尤为重要。

一些植物的甘露、花粉、花蜜、发酵果和昆虫分泌的蜜露中均含有较为丰富的糖类物质(Bugg *et al.*, 1989; Jervis *et al.*, 1993; Wäckers *et al.*, 1996，这些糖类物质主要为单糖(葡萄糖和果糖)、二糖(蔗糖、海藻糖、蜜二糖等)、三糖(松三糖等)，以及一些低聚糖(Baker and Baker, 1983; Wäckers, 2001)。而且，大量研究的结果证实，糖类作为能量物质具有延长雌蜂寿命并增加雌蜂遇到寄主的机会(Idris and Grafius, 1995; Giron *et al.*, 2002, 2004)。由于不同来源(如花蜜和蜜露)的碳水化合物的组成/组分和含量/浓度不同(Wäckers, 2001)，且不同糖分的结构和功能特性存在差异(Leatemia *et al.*, 1995; Morales-Ramos *et al.*, 1996; McDougall, 1997)，因此，不同的糖分可能影响不同食物源对寄生蜂的营养生理功能，而目前少有深入比较研究不同糖分对寄生蜂尤其是卵育型寄生蜂的寿命和繁殖/卵子发生的功能影响。

潜蝇姬小蜂 *Diglyphus isaea* (Hymenoptera: Eulophidae) 是目前世界上多数国家防治斑潜蝇害虫的首选天敌之一。该蜂为典型具有寄主取食(host-feeding)特性的卵育型外寄生蜂，即其成虫期既能以其寄主食物-斑潜蝇幼虫为食，也能取食自然界中的非寄主食物如蜜露、花蜜等，该蜂的 OI = 0.002(张毅波等, 2010a; Zhang *et al.*, 2011)。关于该寄生蜂的田间发生、基本生物生态学特性以及人工饲养和释放技术均有较多的研究(冯红云等, 2004; 许三军等, 2008; 张毅波等, 2010b)。前期的研究已发现补充外源性营养物质如蜂蜜水和糖类物质可以显著延长潜蝇姬小蜂 *Diglyphus isaea* 雌蜂寿命(顾新丽等, 2010; 张毅波等, 2010b)，但对于不同糖分对雌蜂的寿命和卵子发生方面的影响尚缺乏深入全面的评价。因此，本研究选取自然界花蜜或蜜露中常见的 5 种糖——葡萄糖、果糖、蔗糖、海藻糖和松三糖，首先比较取食不同糖分对潜蝇姬小蜂雌蜂寿命的影响，然后用解剖的方法研究对应雌蜂的卵子发生动态，以期为该寄生蜂的利用提供理论依据和实践指导。

1　材料与方法

1.1　供试虫源及饲养

美洲斑潜蝇 *Liriomyza sativae* Blanchard 采自中国农业科学院植物保护研究所廊坊试验站菜豆地，在温室中用矮生油豆进行连代饲养。潜蝇姬小蜂于 2006 年 4 月采自云南呈贡县芹菜基地，其寄主为南美斑潜蝇 *L. huidobrensis* (Blanchard)，在温室内用 2~3 龄的美洲斑潜蝇幼虫进行长期连代饲养。温室饲养条件：温度 25~30℃，RH 70%~80%，自然光照。

1.2　取食不同糖分对潜蝇姬小蜂寿命的观察

选取的 5 种常见糖为：单糖(葡萄糖、果糖)，二糖(蔗糖、海藻糖)，三糖(松三糖)。其中，葡萄糖和蔗糖购于北京北化精细化学品有限责任公司，果糖购于北京欣经科生物技术有限公司，海藻糖和

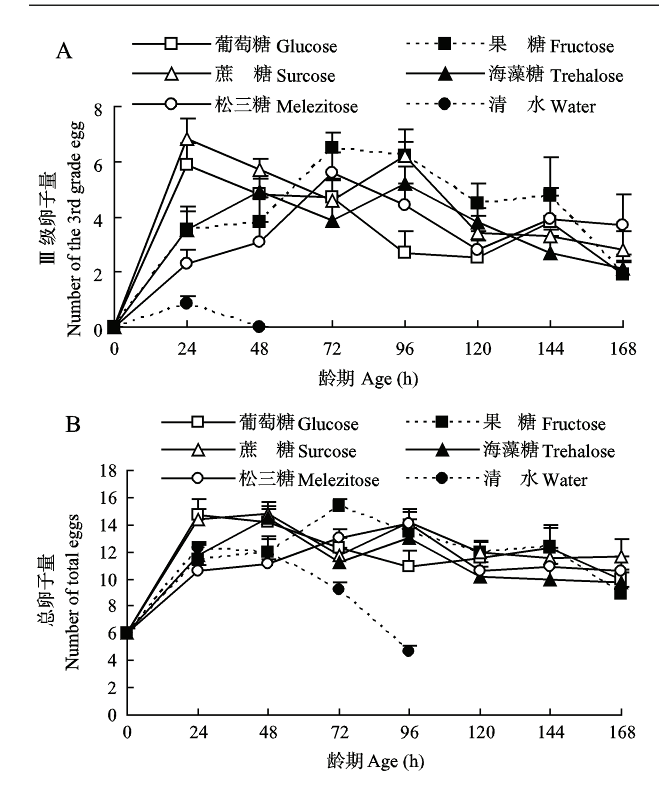


图 5　取食不同糖分的潜蝇姬小蜂的Ⅲ级卵子(A)和总卵子(B)的发生动态

Fig. 5　The oogenesis of the 3rd grade eggs (A) and total eggs (B) in female adults of *Diglyphus isaea* provided with different sugars

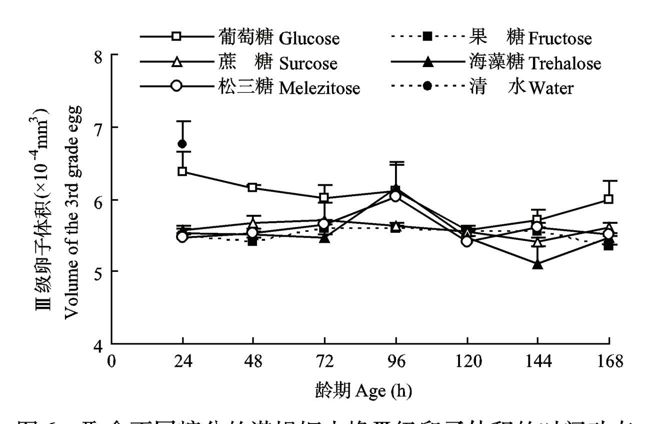


图 6　取食不同糖分的潜蝇姬小蜂Ⅲ级卵子体积的时间动态

Fig. 6　The volume dynamics of the 3rd grade eggs in female adults of *Diglyphus isaea* provided with different sugars

3　讨论

潜蝇姬小蜂是斑潜蝇害虫的一种具寄主取食特性的外寄生和单寄生蜂，不仅以寄生控制害虫种群，还以取食寄主幼虫控制害虫种群。此外，该蜂成虫期利用的食物来源不仅是寄主幼虫，而且也可以利用非寄主食物如蜜露、花蜜等(张毅波等，2010b)。该蜂是一种典型的强卵育型寄生蜂，初羽化时体内几乎没有成熟的卵子(Zhang *et al.*，2011)，因此，成虫期的营养对其卵子发生和寿命具有重要的作用。前期的研究发现，一些单糖和蜂蜜水均可以显著延长潜蝇姬小蜂雌蜂寿命(顾新丽等，2010；Zhang *et al.*，2011)。本实验结果表明，取食 5 种糖均能延长潜蝇姬小蜂雌蜂的寿命，其中取食果糖的雌蜂寿命最长，可以延长雌蜂寿命达 12 倍，显著高于取食其他 4 种糖的雌蜂。McDougall (1997)研究发现，初羽化时卵巢中没有成熟卵的强卵育型寄生蜂 *Catolaccus grandis* (Burks)，也是取食果糖的雌蜂寿命显著高于取食其他食物；同样的规律还有寄生蜂宽脉赤眼蜂 *Trichogramma platneri* Nagarkatti(Ashley and Gonzalez，1974；Leatemia *et al.*，1995)。顾新丽等(2010)研究发现，不同糖源对潜蝇姬小蜂寿命影响不同，其寿命与糖溶液的浓度并不成正相关。因此，本研究中不同糖类对寿命的影响结果可能主要还是决定于糖本身的功能特性差异。本研究结果也显示，取食葡萄糖、蔗糖和海藻糖的雌蜂寿命差异不显著，主要原因可能是由于大部分的寄生蜂成虫期不能重新合成用于卵子发生所需的脂类物质(Rivero and Casas，1999)，而潜蝇姬小蜂具有一定程度的“平衡交互式”的脂肪生成能力(Zhang *et al.*，2011)，而葡萄糖是脂肪生成的必要物质。因此，潜蝇姬小蜂吸收葡萄糖后一部分可直接作为能量物质用于维持寿命，少部分还可用于卵子发生的脂肪生成，而在脂肪的生成过程中需要消耗机体能量，可能总体上会降低寿命，从而导致总寿命短于果糖；蔗糖是二糖，水解为葡萄糖和果糖；海藻糖是昆虫的血淋巴糖，不能在体内大量存在(Jervis and Kidd，1986)，同时它又是二糖，需要水解成 2 个葡萄糖；因此，二糖的水解需要消耗能量，从而降低了雌蜂的寿命。从本研究还发现，潜蝇姬小蜂雌蜂可利用松三糖，但寿命显著低于其他 2 种单糖和二糖，这可能也是因为松三糖必须先被水解为葡萄糖和松二糖，而后松二糖再水解为葡萄糖和果糖才能被利用，水解过程需要消耗能量同样降低了雌蜂的寿命。有报道寄生蜂 *Microplectron fuscipennis* 不能利用松三糖(Zoebelein，1956)，原因可能是松三糖是一种溶解度低、易结晶的糖，不能被寄生蜂很好的吸收利用；但也有报道菜粉蝶盘绒茧蜂 *Cotesia glomerata* 能利用松三糖来延长其寿命(Wäckers，2001)。

在寿命试验中关于潜蝇姬小蜂对不同糖分的利用差异，在潜蝇姬小蜂的卵子发生中得到了进一步

的证实。雌蜂在饥饿(清水处理)情况下，利用初羽化的资本营养，形成一定数量的卵子并因资本营养的消耗而迅速重吸收成熟卵子；取食 5 种糖分均相应地促进了雌蜂卵巢中卵子的继续形成。由于雌蜂卵子形成不仅需要能量物质(如糖类物质)，而且尤其需要利用脂类物质，潜蝇姬小蜂是寄主取食型寄生蜂，雌蜂取食斑潜蝇幼虫相比蜂蜜水和葡萄糖能更快速持续地促进卵子发生(Zhang *et al*., 2011)，本研究中的 5 种糖类相对清水，均能显著促进卵子的形成，这一方面是因为这些糖类物质(能量物质)的提供降低了雌蜂本身的资本营养如脂类物质的消耗(脂类物质转化为能量物质)，从而有利于雌蜂将资本营养中的脂类物质直接用于卵子发生和成熟，或具有延缓卵子重吸收的功能，这与 Heimpel 等(1997)的研究结果相同；二是因为雌蜂可以一定程度上利用补充的糖类物质(葡萄糖)和雌蜂本身脂类物质的水解物质再行合成脂类物质以促进卵子产生。而也可能正是这个原因，所以本研究中，取食不同糖类物质的雌蜂卵巢中的Ⅲ级卵子数量整体上呈现先显著上升而后逐步下降的趋势，但取食不同糖分的Ⅲ级卵形成高峰期时间不同，并且取食葡萄糖、蔗糖、海藻糖和松三糖的雌蜂在后期还出现Ⅲ级卵子数量回升的一个小高峰，这主要是因为雌蜂卵子重新发生和成熟需要利用葡萄糖源，而二糖和三糖水解成葡萄糖的时间滞后，从而造成了雌蜂卵子成熟期形成的早晚以及在此利用葡萄糖和雌蜂体内的脂类前体物质合成脂类物质以形成卵子时间的早晚。并且，潜蝇姬小蜂羽化前期，取食葡萄糖的雌蜂的Ⅲ级卵子体积显著大于其他处理，更说明了雌蜂取食葡萄糖直接利用于能量物质，降低了脂类物质的消耗，从而使雌蜂的资本脂类物质迅速转化为卵子发生的营养，甚至不用消耗雌蜂本身的资本营养中的葡萄糖成分。

本研究结果还表明，取食不同糖分寿命的第 7 天(168 h)，成熟卵子数已降低到 2 ~ 4 粒，而总卵子数(主要是Ⅰ级卵子数)仍维持在 9 ~ 12 粒。此期卵子数不再上升即是因为用于卵子发生成熟的脂类物质不足，但潜蝇姬小蜂寿命潜力长，因此，一旦提供寄主食物如斑潜蝇幼虫，雌蜂即能利用寄主幼虫的脂类物质而迅速生成新的卵子。因此，本研究也进一步暗示，潜蝇姬小蜂具有较强的控害潜力，在补充外源营养时可以充分考虑糖分的组成。

参考文献(References)

Ashley TR, Gonzalez D, 1974. Effect of various food substances on longevity and fecundity of *Trichogramma*. *Environmental Entomology*, 3: 169 – 171

Baker HG, Baker I, 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. In: Jones CE, Little RJ eds. Handbook of Experimental Pollination Biology. Van Nostrand Reinhold, New York. 117 – 141.

Bugg RL, Ellis RT, Carlson RW, 1989. Ichneumonidae (Hymenoptera) using extrafloral nectar of faba bean (*Vicia faba* L., Fabaceae) in Massachusetts. *Biological Agriculture and Horticulture*, 6: 107 – 114.

Casas J, Pincebourde S, Mandon N, Vannier F, Poujol R, Giron D, 2005. Lifetime nutrient dynamics reveal simultaneous capital and income breeding in a parasitoid. *Ecology*, 86(3): 545 – 554.

Feng HY, Lei ZR, Wen JZ, Wang Y, Huang H, 2004. Research progress on leafminer parasitoid *Diglyphus isaea*. *Chinese Journal of Biological Control*, 20(2): 87 – 90. [冯红云，雷仲仁，问锦曾，王音，黄虹，2004. 豌豆潜蝇姬小蜂研究进展. 中国生物防治，20(2): 87 – 90]

Giron D, Pincebourde S, Casas J, 2004. Lifetime gains of host-feeding in a synovigenic parasitic wasp. *Physiological Entomology*, 29: 436 – 442.

Giron D, Rivero A, Mandon N, Darrouzet E, Casas J, 2002. The physiology of host-feeding in parasitic wasps: implications for survival. *Functional Ecology*, 16: 750 – 757.

Gu XL, Zhang LS, Chen HY, Ke Y, 2010. Effects of different supplementary foods on longevity of *Diglyphus isaea*. *Plant Protection*, 36(3): 89 – 92. [顾新丽，张礼生，陈红印，柯勇，2010. 补充外源营养对豌豆潜蝇姬小蜂寿命的影响. 植物保护，36(3): 89 – 92]

Guo JY, Dong SZ, Ye GY, Liu XQ, 2007. Comparison of ovarian development in *Pteromalus puparum* from two hosts, *Papilio xuthus* and *Pieris rapae*. *Natural Enemies of Insects*, 29(2): 49 – 53. [郭建洋，董胜张，叶恭银，刘贤谦，2007. 蝶蛹金小蜂的卵巢发育在不同寄主之间差异性的比较. 昆虫天敌，29(2): 49 – 53]

Heimpel GE, Rosenheim JA, Kattari D, 1997. Adult feeding and lifetime reproductive success in the parasitoid *Aphytis melinus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 83: 305 – 315.

Heimpel GE, Rosenheim JA, 1998. Egg limitation in parasitoids: a review of the evidence and a case study. *Biological Control*, 11: 160 – 168.

Idris AB, Grafius E, 1995. Wildflowers as nectar sources for *Diadegma insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of diamondback moth (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Environmental Entomology*, 24: 1726 – 1735.

Jervis MA, Ferns PN, 2004. The timing of egg maturation in insects: ovigeny index and initial egg load as measures of fitness and of resource allocation. *OIKOS*, 107 (3): 449 – 460.

Jervis MA, Boggs CL, Ferns PN, 2007. Egg maturation strategy and survival trade-offs in holometabolous insects: a comparative approach. *Biological Journal of the Linnean Society*, 90 (2): 293 – 302.

Jervis MA, Heimpel GE, Ferns PN, Harvey JA, Kidd NAC, 2001. Life-

history strategies in parasitoid wasps: a comparative analysis of 'ovigeny'. *Journal of Animal Ecology*, 70: 442 - 458.

Jervis MA, Kidd NAC, 1986. Host-feeding strategies in hymenopteran parasitoids. *Biological Reviews*, 61: 395 - 434.

Jervis MA, Kidd NAC, Fitton MG, Huddleston T, Dawah HA, 1993. Flower-visiting by hymenopteran parasitoids. *Journal of Natural History*, 27: 67 - 105.

Leatemia JA, Laing JE, Corrigan JE, 1995. Effects of adult nutrition on longevity fecundity and offspring sex ratio of *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *The Canadian Entomologist*, 127: 245 - 254.

McDougall SJ, 1997. The influence of hosts, temperature and food sources on the longevity of *Trichogramma platneri*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 83: 195 - 203.

Morales-Ramos JA, Rojas MG, King EG, 1996. Significance of adult nutrition and oviposition experience on longevity and attainment of full fecundity of *Catolaccus grandis* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 89: 555 - 563.

Rivero A, Casas J, 1999. Incorporating physiology into parasitoid behavioural ecology: the allocation of nutritional resources. *Research on Population Ecology*, 41: 39 - 45.

Shea K, Nisbet RM, Murdoch WW, Yoo HJS, 1996. The effect of egg limitation on stability in insect host-parasitoid models. *Journal of Animal Ecology*, 65: 743 - 755.

van Alphen JJM, Jervis MA, 1996. Foraging behavior. In: Jervis MA, Kidd NAC eds. Insect Natural Enemies. Chapman and Hall, London. 1 - 62.

Wäckers FL, Björnsen A, Dorn S, 1996. A comparison of flowering herbs with respect to their nectar accessibility for the parasitoid *Pimpla turionellae*. *Proceedings of Experimental and Applied Entomology*, 7: 177 - 182.

Wäckers FL, 2001. A comparison of nectar-and honeydew sugars with respect to the utilization by the hymenopteran parasitoid *Cotesia glomerata*. *Journal of Insect Physiology*, 47: 1077 - 1084.

Xu SJ, Liu WX, Wan FH, Tao M, 2008. Host selection of *Diglyphus isaea* to larvae of *Liriomyza sativae* on different host and its offspring development fitness. *Chinese Journal of Biological Control*, 24(1): 12 - 15. [许三军, 刘万学, 万方浩, 陶玫, 2008. 豌豆潜蝇姬小蜂对4种寄主植物上美洲斑潜蝇幼虫的选择性及适合度. 中国生物防治, 24(1): 12 - 15]

Zhang YB, Liu WX, Wan FH, Li Q, 2010a. Effect of nutritional status on the parasitism and host feeding behavior of *Diglyphus isaea* (Walker) (Hymenoptera: Eulophidae) females. *Acta Entomologica Sinica*, 53(8): 884 - 890. [张毅波, 刘万学, 万方浩, 李强, 2010a. 营养改变对潜蝇姬小蜂寄生行为和寄主取食行为的影响. 昆虫学报, 53(8): 884 - 890]

Zhang YB, Liu WX, Wan FH, Li Q, 2010b. Oviposition and host feeding behavior of *Diglyphus isaea* female wasp on the larvae of *Liriomyza sative*. *Chinese Journal of Biological Control*, 26(3): 248 - 253. [张毅波, 刘万学, 万方浩, 李强, 2010b. 豌豆潜蝇姬小蜂雌蜂对美洲斑潜蝇幼虫的产卵寄生和寄主取食寄主行为描述. 中国生物防治, 26(3): 248 - 253]

Zhang YB, Liu WX, Wang W, Wan FH, Li Q, 2011. Lifetime gains and patterns of accumulation and mobilization of nutrients in females of the synovigenic parasitoid, *Diglyphus isaea*, as a function of diet. *Journal of Insect Physiology*, 57: 1045 - 1052.

Zoebelein G, 1956. Der Honigtau als Nahrung der Insekten. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 38: 369 - 416.

(责任编辑: 武晓颖)